

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

TAMIRES MARCELA BURDA

**RELAÇÕES ALOMÉTRICAS DE ÁRVORES TROPICAIS AO LONGO DE UM  
GRADIENTE EDÁFICO-SUCESSIONAL**



CURITIBA  
2016

TAMIRES MARCELA BURDA

**RELAÇÕES ALOMÉTRICAS DE ÁRVORES TROPICAIS AO LONGO DE UM  
GRADIENTE EDÁFICO-SUCESSIONAL**

Monografia apresentada à disciplina de Estágio Supervisionado em Biologia, como requisito para à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Profª Dra. Márcia C. M. Marques  
Co-Orientadora: Elivane S. Capellesso

CURITIBA  
2016

## RESUMO

O estudo da relação alométrica entre altura e diâmetro de árvores auxilia a compreender as estratégias de crescimento de plantas expostas a diferentes fatores ambientais e interações ecológicas, fato que permite fazer inferências sobre a estrutura e arquitetura florestal. Visto isso, o objetivo deste trabalho foi compreender como ocorre a alocação de biomassa para o crescimento em altura de uma comunidade de árvores tropicais em Floresta Ombrófila Densa, ao longo de um gradiente edáfico-sucessional. Para isto, avaliamos as relações alométricas entre altura e diâmetro do caule. Dados da altura total e diâmetro à altura do peito (DAP)  $\geq 5,0$  cm foram coletados para 2645 indivíduos (DAP  $\geq 5,0$  cm) em 40 parcelas de Cambissolo e Gleissolo, ao longo de um gradiente sucessional de 2 a 50 anos. Para cada parcela foram determinados a média e desvio padrão da abundância de indivíduos e riqueza de espécies. Análises alométricas foram feitas utilizando o pacote '*SMATR*' no ambiente estatístico R. Os resultados mostram que a relação alométrica variou ao longo da sucessão e entre os tipos de solo. Em ambos os solos, áreas em processo sucessional mais avançado apresentaram maiores alocações de biomassa para o crescimento em altura, quando comparadas a comunidade em áreas em estágios sucessionais iniciais, sendo que a comunidade em áreas de 15-25 anos apresentou os maiores investimentos em altura. Possivelmente esse padrão é observado devido a características das espécies dominantes e suas interações de competição principalmente por luz. As comunidades em 7-12 e 30-50 anos mostraram também diferenças na alocação de recursos para o crescimento em altura em relação aos tipos de solo, indicando que possíveis variações nas características físico-químicas dos solos podem ser suficientes para influenciar as estratégias de crescimento das árvores.

**Palavras-chave:** Altura; Crescimento; Competição; Diâmetro; Solo; Sucessão.

## ABSTRACT

The study of the allometric relationship between height and diameter of trees helps to understand the growth strategies of plants exposed to different environmental factors and ecological interactions, a fact that allows to make inferences about the forest structure and architecture. Considering this, the objective of this work was to understand how biomass allocation occurs to the height growth of a community of tropical trees in Dense Ombrophilous Forest, along an edaphic-successional gradient. For this, we evaluated the allometric relationships between height and stem diameter. Data of total height and diameter at breast height (DBH)  $\geq 5.0$  cm were collected for 2645 individuals (DBH  $\geq 5.0$  cm) in 40 plots of Cambisol and Gleissolo, along a successional gradient of 2 to 50 years. For each plot the mean and standard deviation of the abundance of individuals and species richness were determined. Allometric analyzes were performed using the 'SMATR' package in the statistical environment R. The results show that the allometric relationship varied throughout the succession and between the soil types. In both soils, areas in a more advanced successional process presented higher biomass allocations for height growth when compared to the community in areas in initial successional stages, and the community in areas of 15-25 years presented the highest investments in height. Possibly this pattern is observed due to the characteristics of the dominant species and their interactions of competition mainly by light. The communities in 7-12 and 30-50 years also showed differences in the allocation of resources for height growth in relation to soil types, indicating that possible variations in soil physicochemical characteristics may be sufficient to influence tree growth strategies.

**Key-words:** Diameter; Competition; Growth; Height; Soil; Succession.

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>6</b>
<b>2 MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>8</b>
2.1 Área de estudo .....	8
2.2 Amostragem da vegetação .....	10
2.3 Análises de dados .....	12
<b>3 RESULTADOS .....</b>	<b>13</b>
<b>4 DISCUSSÃO .....</b>	<b>17</b>
<b>5. CONCLUSÃO .....</b>	<b>21</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>21</b>

## 1 INTRODUÇÃO

A alometria é o estudo do crescimento de uma parte de um organismo em relação ao organismo como um todo (NIKLAS, 1994). Em plantas, a alometria estuda a relação entre tamanho e a forma dos indivíduos, fatores de crucial importância na estrutura das florestas (KING, 1996). Os indivíduos arbóreos necessitam investir biomassa em todas as partes de seus corpos, entretanto, diferenças relativas de investimento entre as partes podem refletir respostas a condições ambientais (BONGERS & STERCK, 1998). O contraste das relações alométricas entre organismos submetidos a diferentes interações ecológicas nos permite inferir sobre as diferentes estratégias de alocação de biomassa apresentadas por plantas sob essas diferentes condições (BEGON *et al.*, 1986; NIKLAS, 2004).

A forma assumida pelas árvores reflete a habilidade em buscar a luz, suportar seu próprio peso e pressões por forças externas (TURNER, 2001). A altura e o diâmetro do tronco, componentes fundamentais do tamanho de árvores, possibilitam a inferência de processos relacionados ao desempenho dos indivíduos (WEINER & THOMAS, 1992; HULSHOF *et al.*, 2015). A altura é extremamente importante para determinar o sucesso entre plantas competidoras (WEINER & THOMAS, 1992), visto que, árvores mais altas conseguem expor o dossel a regiões mais iluminadas acima dos competidores (O'BRIEN, 1995; LIDA *et al.*, 2011). A alocação de biomassa para incrementar o diâmetro do caule também é essencial, porque com o incremento do diâmetro aumenta o apoio mecânico também (MCMAGON, 1973; NIKLAS, 1994), o qual é essencial para suportar o peso do próprio caule, galhos e demais órgãos (folhas, frutos, entre outros). A plasticidade do crescimento das plantas em resposta à competição sugere que variações nas relações alométricas são, em grande parte, influenciadas por interações entre os indivíduos (WEINER & THOMAS, 1992).

Padrões de alocação de recursos dos indivíduos podem ser influenciados por vários fatores ambientais, tais como altitude, clima (COOMES & ALLEN, 2007; HULSHOF *et al.*, 2015; FRANCESCHINI *et al.*, 2016) e solo (AUSTIN *et al.*, 1972).

O solo é um componente que pode afetar o crescimento e distribuição de plantas (HINCKLEY *et al.*, 1991). Variações em propriedades do solo, tal como a quantidade de água disponível, podem causar diferenciação na variação da relação alométrica (BRÉDA *et al.*, 2006). Em florestas úmidas, variações no crescimento parecem ser anualmente cíclicas e estão fortemente relacionadas a padrões de precipitação que alteram a condição hídrica do solo (BOTOSSO *et al.*, 2000). Entretanto, o excesso pode causar crescimento prejudicial, visto que a saturação dos poros afeta a difusão de gases entre o sistema radicular e o ambiente (MOORE, 1922), induzindo a respostas fisiológicas de estresse (SCHARNWEBER *et al.*, 2013).

Estudos feitos em regiões tropicais realizados em florestas secundárias devem considerar a idade sucessional também, visto que o processo de sucessão é caracterizado pela mudança direcional de longo prazo da composição da comunidade (CHAZDON, 2008). Comunidades em diferentes estágios sucessionais apresentam mudanças sequenciais na abundância relativa das espécies dominantes (HUSTON & SMITH, 1987), enriquecimento gradual de espécies e aumento da complexidade estrutural e funcional (CHAZDON, 2012; MARCILIO-SILVA *et al.*, 2016), fatos que podem refletir estratégias distintas de crescimento ao longo do tempo de acordo com a biologia das espécies dominantes frente a condições ambientais ou interações ecológicas.

Muitos estudos alométricos para espécies arbóreas de florestas tropicais têm sido desenvolvidos (KOHYAMA, 1987; O' BRIEN *et al.*, 1995; KING, 1996; CHAMBERS *et al.*, 2001; CHAVE *et al.*, 2005; SEGURA & KANNINEN, 2005; COLE & EWEL, 2006; GELDER *et al.*, 2006; AVALO & SYLVESTER, 2010; LIDA *et al.* 2011; FELDPAUSCH *et al.*, 2011; SAATCHI *et al.*, 2011; RUTISHAUSER *et al.*, 2013; HUNTER *et al.*, 2013; BLANCHARD *et al.*, 2016; OTÁROLA *et al.* 2016). No entanto, a nosso conhecimento, existe uma lacuna na literatura ecológica sobre como a relação altura-diâmetro varia entre espécies em comunidades distribuídas ao longo de um gradiente edáfico-sucessional.

Assim, o objetivo deste estudo foi avaliar como ocorre a variação na alocação de biomassa para o crescimento em altura de árvores de uma

comunidade tropical ao longo de um gradiente sucessional e diferentes tipos de solo. Para isto, foi avaliada a relação alométrica entre altura e diâmetro do caule, considerando áreas sucessionais variando entre 2 e 50 anos e crescendo sobre dois tipos de solo: Gleissolo, caracterizado por ser mais restritivo ao crescimento das plantas devido à maior influência do lençol freático, e Cambissolo, mais drenado e menos restritivo. Esperamos que as árvores apresentem maior alocação de biomassa em altura que em diâmetro nos estágios avançados da sucessão e sobre Cambissolo, onde a abundância e riqueza de espécies devam ser maiores, levando à maior competição por luz.

## **2 MATERIAIS E MÉTODOS**

### **2.1 Área de estudo**

Para o estudo foram utilizados dados do levantamento florístico e estrutural de florestas em regeneração realizado por Cardoso (2014) na Reserva Natural Guaricica e na Reserva Natural Morro da Mina, ambas no litoral do Paraná (Figura 1). As reservas são de propriedade da Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS), situadas no município de Antonina (25°19'15"S e 45°42'24"W). As áreas avaliadas estão em diferentes estágios sucessionais de Floresta Ombrófila Densa com diferentes idades desde que foram abandonadas, após a criação intensiva de búfalos na região. Apesar disso, essas áreas fazem parte de uma das regiões que mais possuem remanescentes significativos de Mata Atlântica no país (KAUANO *et al.*, 2013).

Na região das reservas é observada a ocorrência de 3 tipos de clima de acordo com a classificação climática de Köppen: Cfa, Cfb e Af(t) (SPVS, 2012). Em regiões serranas o clima característico é o Cfa, subtropical úmido mesotérmico, com verões quentes, precipitações regulares em todos os meses do ano e pouca frequência de geadas (IPARDES, 1991). O clima Cfb ocorre em regiões associadas ao Cfa na Reserva Natural Guaricica, e é definido como subtropical úmido mesotérmico também, mas apresenta verões frescos (SPVS,



2012). Nas regiões de planícies o clima é caracterizado pelo tipo Af(t), pluvial tropical com temperatura média mais fria superior a 18°C, precipitações distribuídas em todos os meses do ano, que alcançam mais de 1000 mm/ano (MAACK, 1981). Dados climáticos médios para um período de 9 anos mostraram uma média de precipitação anual de 3016 mm e temperatura média de 21,2°C na região (CARDOSO *et al.* 2012)

A região de estudo é caracterizada por apresentar solos pertencentes a quatro classes: Argissolo, Cambissolo, Neossolo e Gleissolo (FERRETI & BRITEZ, 2006). Contudo, o presente trabalho foi realizado considerando apenas parcelas em Cambissolo e Gleissolo. As regiões onde as parcelas foram instaladas, estão, predominantemente distribuídas sob solos formados a partir de gnaisses e migmatitos (SPVS, 2012).

Os solos pertencentes à classe dos Cambissolos são constituídos por material mineral, com horizonte B incipiente subjacente a outro tipo de horizonte superficial, e não devem satisfazer requisitos para serem enquadrados nas classes de outros solos (JACOMINE, 2009). Como o material de origem, relevo e condições climáticas podem ser muito heterogêneos, solos dessa classe apresentam muitas variações (EMBRAPA, 1999). Análises granulométricas realizadas em diferentes profundidades de Cambissolo da Reserva Natural Guaricica demonstraram que o teor de argila tende a aumentar com a profundidade, e os teores de areia e silte tendem a diminuir (SANTOS, 2007).

Já os Gleissolos recebem esse nome por normalmente apresentarem excesso de água, característica que lhes confere cores acinzentadas, azuladas ou esverdeadas (IBGE, 2015), devido à condição anaeróbica do ambiente, que promove a predominância de reações de redução, as quais reduzem íons de ferro (EMBRAPA, 1999). Compreendem solos com horizonte glei iniciando-se dentro dos primeiros 50 cm da superfície ou a profundidades de 50 cm a 150 cm desde que imediatamente abaixo de horizonte A ou E ou horizonte hístico (desde que este não classifique o solo como Organossolo) (EMBRAPA, 2013). Os Gleissolos costumam estar localizados em áreas planas ou depressões, locais naturalmente

estagnados por água. A má drenagem faz com que o lençol freático permaneça próximo à superfície durante a maior parte do tempo (IBGE, 2015).

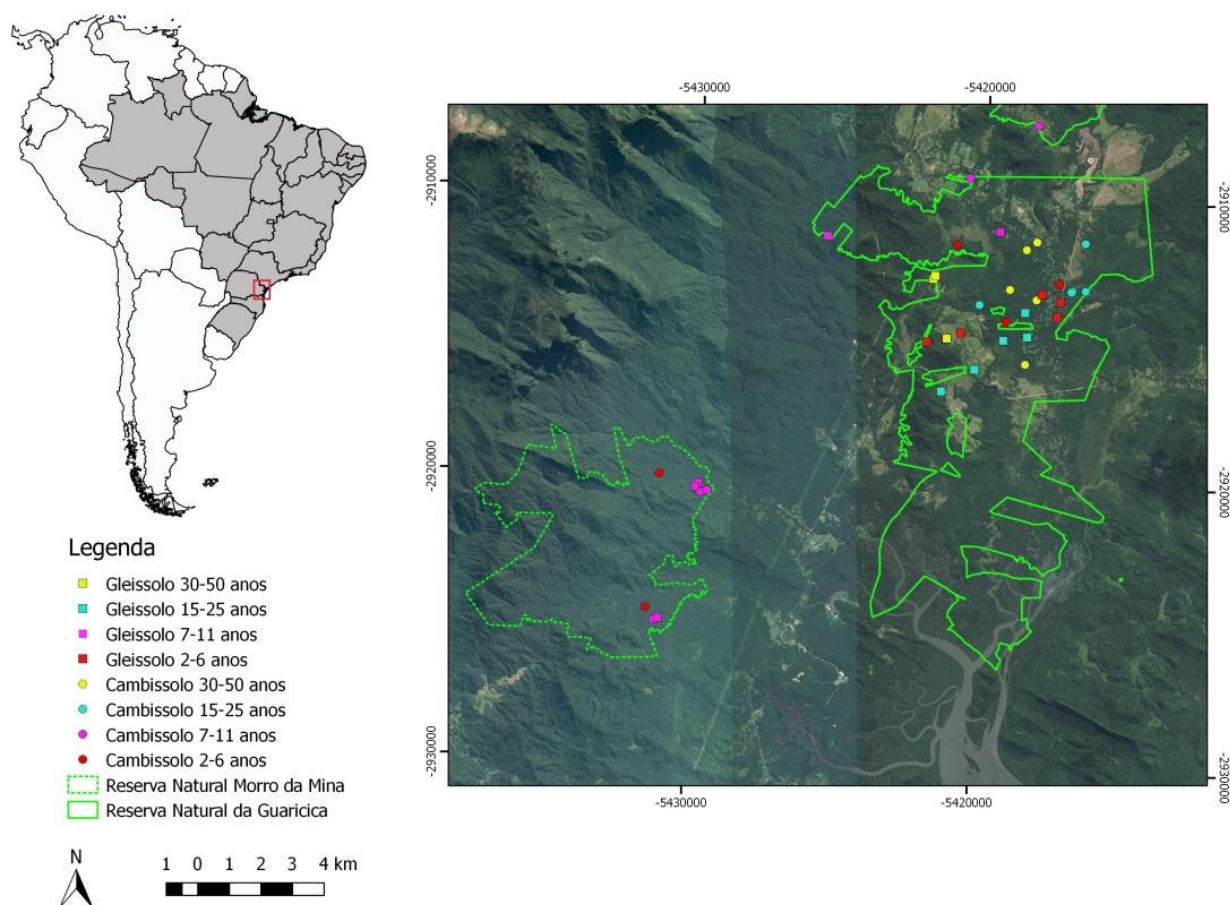
O nível do lençol freático em solos da Reserva Natural Guaricica foi acompanhado por Cardoso (2009) através do monitoramento de 12 piezômetros instalados em áreas de Gleissolo, e 17 em áreas de Cambissolo. Foi observado que o nível do lençol foi mais baixo no Cambissolo (45 a 130 cm) durante a maior parte do ano quando comparado ao Gleissolo (20 a 90 cm), que se encontrava mais próximo a superfície.

## **2.2 Amostragem da vegetação**

O levantamento de dados foi realizado entre agosto de 2009 e dezembro de 2011 por Cardoso (2014). As parcelas foram estabelecidas em áreas de regeneração natural com Cambissolo e Gleissolo, baseadas no mapa de solos da reserva. A determinação do local exato das parcelas foi realizada, a partir da sobreposição de vários recursos (aerofotos, mapa de vegetação e mapa de tipo/uso do solo). Outras informações, tais como o histórico de perturbação e a idade das áreas (tempo de regeneração) foram obtidas por entrevistas com moradores da região (CARDOSO, 2014).

Ao total foram estabelecidas 40 parcelas na área, sendo 20 em áreas de Cambissolo e 20 em Gleissolo (Figura 1). Para cada solo, as parcelas foram distribuídas em quatro grupos de idades (5 parcelas para cada idade) de maneira a amostrar áreas em diferentes estágios sucessionais: 2-6 anos, 7-12 anos, 15-25 anos e 30-50 anos.

FIGURA 1 – DISTRIBUIÇÃO DAS UNIDADES AMOSTRAIS NAS ÁREAS DE ESTUDO



As parcelas tinham formato circular, com 14 m de raio e 615,7 m<sup>2</sup> de área, resultando em um total de 2,46 ha amostrados. Foram amostrados os indivíduos de hábito arbóreo com diâmetro à altura do peito (DAP)  $\geq 5,0$  cm, totalizando 2645 indivíduos, de 183 espécies. Foram mensurados o DAP e a altura total por indivíduo, para a altura, mediu-se alguns indivíduos distribuídos na parcela com auxílio de régua telemétrica, e a altura dos demais foi estimada visualmente, utilizando-se os indivíduos medidos como referência de comprimento (CARDOSO, 2014).

Indivíduos com múltiplos caules basais foram incluídos, quando pelo menos um dos caules apresentava DAP  $\geq 5,0$  cm. Para esses indivíduos, o diâmetro único correspondente foi calculado através do cálculo do diâmetro quadrático, utilizando a fórmula da raiz quadrada da soma dos diâmetros das ramificações

individuais (mais informações em MACDICKEN *et al.*, 1991; AREVALO *et al.*, 2002).

### 2.3 Análises de dados

Inicialmente foi realizada uma análise preliminar das diferenças entre as médias de abundância de indivíduos e a riqueza de espécies entre as idades sucessionais e os tipos de solo, através de uma Análise de Variância (ANOVA) de dois fatores (solo e estágio sucessional). Esta análise serviu para caracterizar as possíveis diferenças nas comunidades no gradiente edáfico-sucessional.

Para a análise alométrica, foi utilizado o Pacote SMATR (“Standardised Major Axis Tests Routines”) versão 3.4-4 de Warton *et al.* (2015). Optou-se por usar a regressão linear com eixo principal padronizado (*standardized major axis - SMA*), que permite estimar com grande precisão a inclinação e a elevação da reta que melhor descreve a dispersão de duas variáveis. Essa análise é apropriada quando o objetivo é estimar a melhor linha que descreve a dispersão de Y e X, ao contrário da regressão linear, que apenas faz previsões de valores Y a partir de X ou testa a associação das duas variáveis (WARTON *et al.*, 2006).

A qualidade do ajuste do modelo foi verificada para cada grupo através do coeficiente de determinação ( $r^2$ ). Com um intervalo de confiança de 95% ( $P < 0.05$ ) para todos os testes, foi mensurada a inclinação das retas, para cada grupo analisado. A comparação da inclinação das linhas entre os grupos foi inferida através do valor da razão de verossimilhança (TRV), com correção do tipo Bartlett. A correção do tipo Bartlett é utilizada para melhorar a qualidade das aproximações das distribuições da estatística da razão de verossimilhança pela distribuição qui-quadrado (hipótese nula), produzindo inferências mais precisas (WARTON & WEBER, 2002; LÔBO, 2016). Todas as análises foram realizadas no ambiente Estatístico R versão 3.2.3 (R CORE TEAM, 2015).

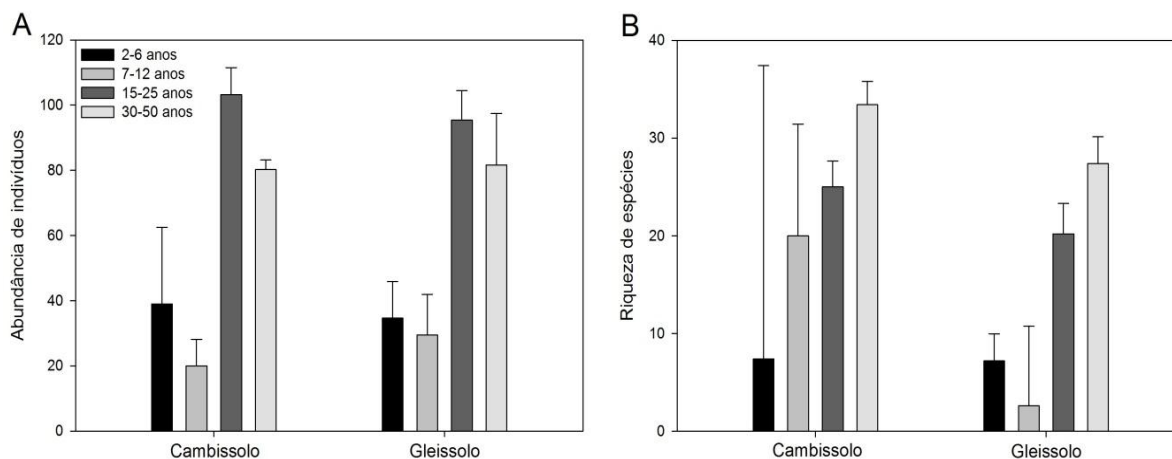
### 3 RESULTADOS

A abundância e riqueza de indivíduos arbóreos foram afetadas pela idade da floresta, mas não pelo tipo de solo (Tabela 1). Comunidades mais velhas (15-25 e 30-50 anos) apresentaram maior abundância de indivíduos e riqueza de espécies que as comunidades em áreas mais jovens, independentemente do tipo de solo (Tabela 1 e Figura 2).

TABELA 1. ANÁLISE DE VARIÂNCIA ENTRE TIPOS DE SOLO, IDADES SUCESSIONAIS E A INTERAÇÃO PARA A ABUNDÂNCIA E A RIQUEZA DE ESPÉCIES

	Abundância			Riqueza		
	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>
<b>Idade</b>	15,32	3	<b>0,0001</b>	6,05	3	<b>0,002</b>
<b>Solo</b>	0,001	1	0,96	0,36	1	0,55
<b>Idade*Solo</b>	0,17	3	0,91	0,21	3	0,88

FIGURA 2. VALORES MÉDIOS DE ABUNDÂNCIA E RIQUEZA ( $\pm$  ERRO PADRÃO) AO LONGO DO GRADIENTE EDÁFICO-SUCESSIONAL



O modelo SMA utilizado para as análises alométricas, apresentou ajuste significativo, sendo capaz de explicar uma grande proporção da relação entre a

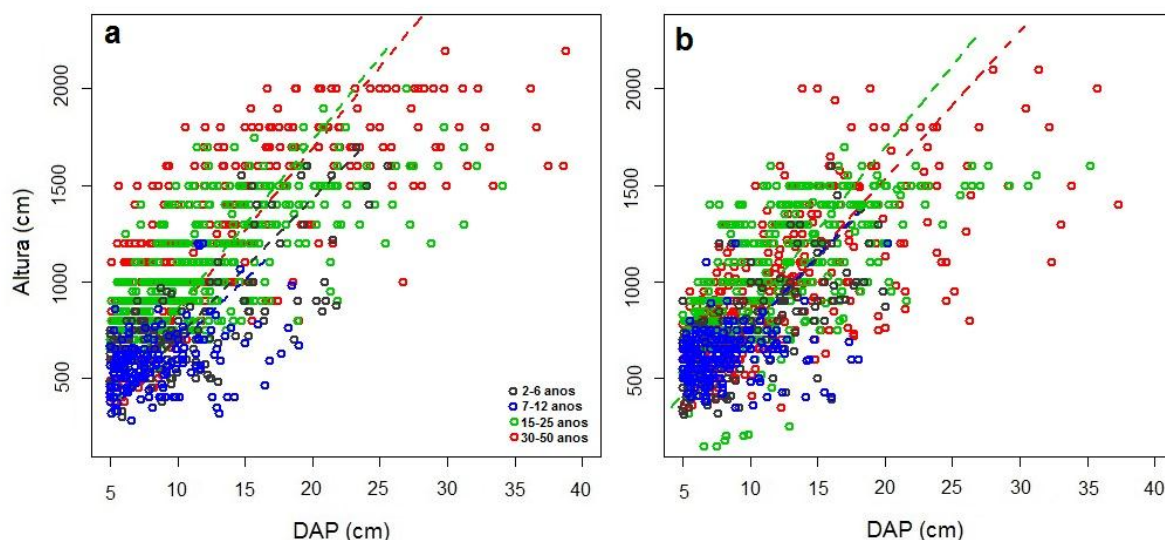
altura e diâmetro dos indivíduos ( $r^2 \geq 0,87$ ), indicando uma forte associação entre as variáveis. A correlação foi positiva, isto é, à medida que o diâmetro aumentou, a altura aumentou também. O crescimento das árvores em altura é necessário para exposição das folhas aos raios solares, conforme a árvore alonga o caule, expande galhos laterais e aumenta sua área fotossintética, o diâmetro do caule também necessita aumentar para suportar o peso das demais estruturas.

A relação alométrica entre altura e diâmetro ao longo do gradiente sucessional foi positiva para ambos os tipos de solo (Tabela 2, Figura 3). As inclinações das retas diferiram entre os grupos de idade, tanto em Cambissolo (TRV=94,55; GL=3;  $P < 0,0001$ ; Figura 3a) quanto em Gleissolo (TRV=60,73; GL=3;  $P < 0,0001$ ; Figura 3b). No geral, nos dois tipos de solo, áreas mais avançadas (15-25 anos e 30-50 anos) apresentaram maiores valores de inclinação da reta quando comparadas às áreas mais jovens (2-6 e 7-12 anos), indicando maior investimento em altura para uma mesma unidade de diâmetro.

TABELA 2. COEFICIENTES DE RELAÇÃO PARA AS VARIÁVEIS ALTURA-DIÂMETRO E VALORES DE INCLINAÇÃO PARA AS RETAS DO GRADIENTE EDÁFICO-SUCCSSIONAL

	Cambissolo		Gleissolo	
	$r^2$	Inclinação estimada (limite inferior-superior)	$r^2$	Inclinação estimada (limite inferior-superior)
<b>2-6 anos</b>	0,90*	71,63 (68,37–75,05)	0,91*	66,80 (62,99–70,84)
<b>7-12 anos</b>	0,87*	67,61 (64,04–71,38)	0,88*	75,57 (72,17–79,13)
<b>15-25 anos</b>	0,90*	86,73 (84,48–89,05)	0,91*	84,88 (82,65–87,17)
<b>30-50 anos</b>	0,89*	84,65 (82,03–87,34)	0,89*	77,34 (75,23–79,52)

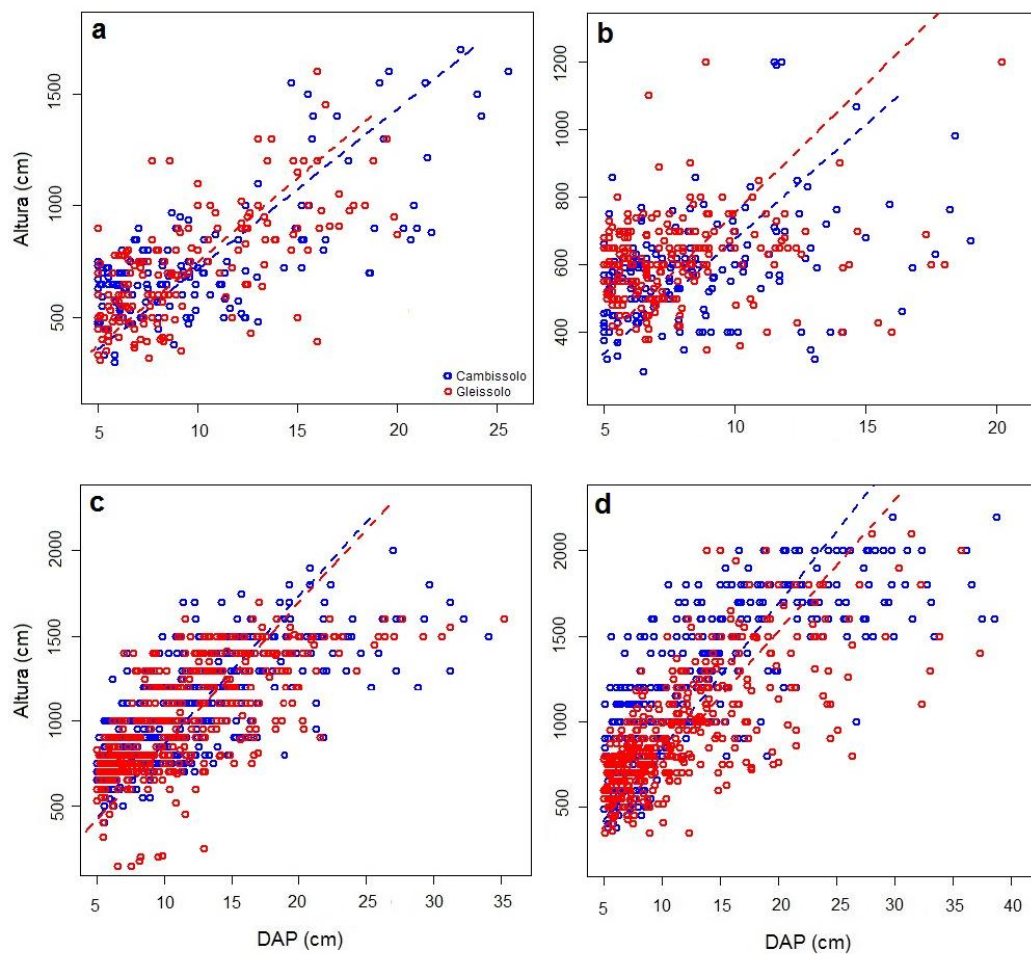
FIGURA 3 – RELAÇÃO ALOMÉTRICA ALTURA-DIÂMETRO PARA a) CAMBISSOLO E b) GLEISSOLO AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL



Na comparação entre os tipos de solo (Figura 4), as inclinações das retas na relação entre altura e diâmetro nas áreas de 7-12 anos ( $TRV=9,36$ ;  $GL=1$ ;  $P=0,002218$ ; Figura 4b) e 30-50 anos ( $TRV=19,39$ ;  $GL=1$ ;  $P<0,0001$ ; Figura 4d) demonstraram ser significativamente diferentes. Nestas áreas, houve uma inversão na inclinação da reta. Considerando a área mais jovem (7-12 anos), observou-se que a comunidade crescendo em Gleissolo apresentou maior investimento em altura quando comparada a comunidade em Cambissolo (Figura 4b). O inverso foi observado na comunidade em processo de sucessão mais avançada (30-50 anos), no qual, a comunidade em Cambissolo apresentou o maior crescimento em altura quando comparada a comunidade em Gleissolo (Figura 4d).

Já para a comunidade em áreas de 2-6 anos ( $TRV=1,83$ ;  $GL=1$ ;  $P=0,17587$ ; Figura 4a) e 15-25 anos ( $TRV=1,28$ ;  $GL=1$ ;  $P=0,25724$ ; Figura 4c) não foi observado diferenças no crescimento.

FIGURA 4 – RELAÇÃO ALOMÉTRICA ALTURA-DIÂMETRO PARA a) 2-6 ANOS; b) 7-12 ANOS; c) 15-25 ANOS; e d) 30-50 ANOS, ENTRE OS TIPOS DE SOLO





## 4 DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram que a alocação de biomassa para o crescimento em altura de árvores de uma comunidade tropical variou de acordo com o gradiente sucessional e diferentes tipos de solos.

De modo geral, a comunidade em estágios sucessionais mais avançados (15-25 anos e 30-50 anos) apresentou maiores investimentos proporcionais em altura, quando comparada a estágios mais jovens (2-6 anos e 7-12 anos). Visto que o processo de sucessão é caracterizado pela mudança na abundância relativa das espécies dominantes (HUSTON & SMITH, 1987), esse padrão de alocação de biomassa pode ter sido observado devido a fatores genéticos (espécie específicos) (WELLER, 1987), dinâmica de populações e a interações ecológicas entre os indivíduos (THOMAS & WEINER, 1989) das espécies dominantes nesses estágios.

O maior investimento absoluto ocorreu na comunidade de 15-25 anos. Esse estágio sucessional se caracteriza por ser um período intermediário do processo, com formação do dossel, dominância, principalmente, de espécies pioneiras longevas (CHADZON, 2012) e alta abundância de indivíduos (Figura 2). O alto número de indivíduos nesse estágio pode ser o fator que mais influência no padrão de crescimento da comunidade, visto que há maior competição por luz e espaço (CLARK *et al.*, 2012; POORTER *et al.*, 2012; HAJEK *et al.*, 2015), onde espécies que apresentam características biológicas que as permitem alongar o caule e expor as folhas acima dos competidores obtêm o sucesso e perduram no ambiente.

O inverso foi observado em áreas jovens (2-6 anos e 7-12 anos), nas quais a comunidade apresentou, de modo geral, os menores investimentos em altura. A estrutura da própria comunidade jovem já apresenta uma menor cobertura de dossel, permitindo assim, uma disponibilidade de luz mais homogênea, fazendo com que esse recurso não seja um fator limitante (ZHANG *et al.*, 2012). Neste caso, as árvores não necessitam alongar muito o caule para expor suas folhas a luz, fato que reflete na menor alocação de biomassa para o crescimento em altura.

Apesar de temporalmente próximas, foi observado que a comunidade de 2-6 anos em Cambissolo apresentou maior alocação de biomassa no alongamento do caule, quando comparada a comunidade de 7-12 anos para o mesmo tipo de solo. Nesse estágio é possível observar que alguns indivíduos apresentaram alturas máximas de aproximadamente 17 m, tamanho que se destaca quando comparada a altura média (7,42 m) dos demais indivíduos. Essas árvores mais altas podem ser indivíduos que restaram de períodos em que a área ainda era usada para pastagem, e devido ao grande porte, podem estar influenciando diretamente a interceptação de luz dos demais (HENRY & AARSEN, 1999; KUNSTLER *et al.* 2015), tornando a luz um recurso limitante neste caso, fato que reflete no aumento do investimento em biomassa para alongamento do caule.

A comunidade de 7-12 anos também variou de acordo com o tipo de solo, apresentando maior investimento em altura em áreas de Gleissolo, quando comparada a comunidade em Cambissolo (Figura 4b). Neste caso, o Gleissolo onde se encontra essa comunidade pode estar localizado em uma paisagem mais plana, que apesar de favorecer o acúmulo de água, não é suficiente para tornar o ambiente encharcado, fator que poderia influenciar negativamente no crescimento das árvores. Além disso, o teor de nutrientes nessas áreas também é um fator importante que contribui para o crescimento dos indivíduos, e quando em baixas concentrações podem apresentar deficiências (KOCHER & HARRIS, 2007), que pode refletir em menor crescimento em altura.

As áreas que se apresentavam em avançado estágio de sucessão do presente estudo (30-50 anos) apresentaram uma estratégia de crescimento em altura intermediária aos demais estágios sucessionais (Figura 3a e 3b) e influência do solo na alocação de recursos (Figura 4d). Esse estágio é caracterizado por apresentar mais espécies tolerantes ao sombreamento, que apresentam crescimento mais lento, e costumam ser mais baixas para um mesmo valor de diâmetro quando comparadas a espécies intolerantes à sombra (POORTER *et al.*, 2006; POORTER, 2008; CHAZDON, 2012). Além disso, valores de abundância de indivíduos não foram tão altos quando comparados ao estágio de 15-25 anos,

fator que também diminui a pressão de competição por luz entre os indivíduos, e reflete em menores alturas.

Em relação aos solos, a comunidade de 30-50 anos apresentou maior crescimento em altura em áreas de Cambissolo, quando comparadas a comunidade em Gleissolo. Esse padrão pode estar relacionado a maiores teores de nutrientes, que promoveriam maior crescimento dos indivíduos, além de outras características, como a boa drenagem e aeração das raízes, que também favorecem o crescimento. Ao contrário, a comunidade em Gleissolo, pode estar exposta a condições físico-químicas diferentes do solo, devido a possível estagnação de água (IBGE, 2015), o que tornaria o ambiente mais estressante (ambiente anaeróbico) e poderia interferir diminuindo a alocação de biomassa no crescimento em altura e, dificultando a detecção de padrões resultantes da competição por luz (COOMES & ALLEN, 2007). Reforçando a possível característica hidromórfica de algumas áreas de Gleissolo na Reserva Natural Guaricica, Cardoso (2009) observou que o lençol freático se apresentava mais próximo a superfície, quando comparadas a Cambissolo. Além disso, Santos (2007) observou alto teor de carbono para amostras de Gleissolo coletadas na região, fator que pode estar relacionado a limitação da atividade microbiana devido ao caráter anaeróbico do solo (NASCIMENTO *et al.*, 2009).

A saturação do solo por água influencia drasticamente propriedades físico-químicas do solo, principalmente relacionadas ao potencial redox, pH e nível de oxigênio. Outros estudos indicam que mudanças físico-químicas no solo influenciaram a redução da condutância estomática, condutividade hidráulica (VARTAPETIAN & JACKSON, 1997), fotossíntese (DREYER, 1994; PEZESHKI & DELAUNE, 1998), transpiração e metabolismo de N (KREUZWIESER & RENNENBERG, 2002). Esses processos fisiológicos sendo afetados, podem refletir no menor crescimento em altura do caule (DUMBOIS, 1964; BOGGIE, 1972) e até mesmo das raízes (LUKAC *et al.*, 2011).

Além da saturação por água em algumas áreas de Gleissolo, estas também foram mais intensamente impactadas pela criação de búfalos na década de 70 e 80 na região (BORSATTO *et al.*, 2007), atividade esta que além de promover o

desmatamento, contribui no processo de compactação do solo também. Em áreas com histórico de pastagem na região, Santos (2007) encontrou altos valores de densidade aparente, sugerindo uma compactação maior que o natural. Borgo (2010) também observou que em algumas áreas de Gleissolo da região estudada, o banco de sementes encontrava-se estagnado e os juvenis tenderam a apresentar um desenvolvimento mais lento, visto o despendimento de biomassa para o sistema radicular, a fim de romper a barreira mecânica do solo.

Solos compactados apresentam redução dos espaços vazios, degradação da estrutura, baixa porosidade, restrição de aeração e redução da absorção de nutrientes (JIM, 1993). Assim, a redução da altura, observada na comunidade de 30-50 anos em áreas de Gleissolo podem estar relacionada com a diminuição de macroporos pela compactação, pois, raízes grandes tem maior dificuldade em penetrar o solo (Shierlaw e Alston 1984), fato que reflete negativamente no crescimento em altura, diâmetro e sobrevivência de plantas jovens (AMPOORTER *et al.*, 2011).

## 5. CONCLUSÃO

Concluimos que, a relação alométrica entre altura e diâmetro do caule de árvores varia ao longo d sucessão e entre diferentes tipos de solos. De modo geral, florestas em estágios sucessionais avançados demonstram maior alocação de biomassa para o crescimento em altura, quando comparadas a estágios iniciais, fato que pode estar relacionado a biologia das espécies dominantes e a forte competição por luz nesses estágios avançados. Além disso, ocorreram variações nas relações alométricas entre os tipos de solos nos estágios iniciais e intermediários (7-12 e 30-50 anos), que pode indicar que as diferenças físico-químicas entre os solos influenciam nas estratégias de alocação de biomassa das árvores.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AMPOORTER, E.; FRENNE, P.; VERHEYEN, K. Effects of soil compaction on growth and survival of tree saplings: A meta-analysis. **Basic and Applied Ecology**, v. 12, p. 394-402, 2011.

AUSTIN, M. P.; ASHTON, P. S.; GREIG-SMITH, P. The application of quantitative methods to vegetation survey. **Journal of Ecology**, v. 60, n. 2, p. 305-324, 1972.

AREVALO, L. A.; ALEGRE, J. C.; VILCAHUAMAN, L. J. M. Metodologia para Estimar o Estoque de Carbono em Diferentes Sistemas de Uso da Terra. Embrapa Florestas - 2002.

BANIN, L.; FELDPAUSCH, T. R.; PHILIPS, O. L.; BAKER, T. R.; LLOYD, J.; AFFIM-BAFFOE, K.; ARETS, E. J. M. M.; BERRY, N. J.; BRADFORD, M.; BRIENE, R. J. W.; DAVIES, S.; DRESCHER, M.; HIGUCHI, N.; HILBERT, D. W.; HLADIK, A.; LIDA, Y.; SALIM, K. A.; KASSIM, A. R.; KING, D. A.; LOPEZ-GONZALEZ, G.; METCALFE, D.; NILUS, R.; PEH, K. S. -H.; REITSMA, J. M.; SONKÉ, B.; TAEDOUMG, H.; TAN, S.; WHITE, L.; WOLL, H.; LEWIS, S. L. What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 1179-1190, 2012.

BLANCHARD, E.; BIRNBAUM, P.; IBANEZ, T.; BOUTREUX, T.; ANTIN, C.; PLOTON, P.; VICENT, G.; POUTEAU, R.; HEQUET, H. V.; BARBIER, N.; DROISSART, V.; SONKÉ, B.; TEXIER, N.; KAMDEM, N. C.; ZEBAZE, D.; LIBALAH, M.; COUTERON, P. Contrasted allometries between stem diameter, crown area, and tree height in five tropical biogeographic areas. **Trees**, p. 1-16, 2016.

BOGGIE, R. Effect of water-table height on root development of *Pinus contorta* on deep peat in Scotland. **Oikos**, v. 23, p; 304-312, 1972.

BONGERS, F. & STERCK, F. J. Architecture of rainforest trees. In: Dynamics of tropical communities: **37th Symposium of the British Ecological Society**. Ed.: NEWBERY, D. M.; PRINS, H. H. T.; BROWN, N. Cambridge University, 650 p. 1998.

BORGIO, M. **A Floresta Atlântica no litoral norte do Paraná, Brasil: aspectos florísticos, estruturais e estoque de biomassa ao longo do processo sucessional**. 165 p. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2010.

BRÉDA, n.; HUC, R.; GRANIER, A.; DREYER, E. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. **Annals of Forest Science**, v. 63, n. 6, p. 625-644, 2006.

CARDOSO, F. C. G.; BOTOSSO, P. C.; MARQUES, M. C. M. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. **Plant and Soil**, v.354, p. 269-281, 2012.

CARDOSO, F. C. G. **A estruturação de comunidades vegetais em áreas sucessionais da Floresta Atlântica em diferentes tipos de solo**. 149 f. Dissertação (Doutorado em Ecologia) - Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2014.

CHAMBERS, J. Q.; SANTOS, J.; RIBEIRO, R. J.; HIGUCHI, N. Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary production in central Amazon forest. **Forest Ecology and Management**, v. 152, p. 73-84, 2001.

CHAZDON, R. L. Regeneração de florestas tropicais. Boletim do Museu Paranaense Emílio Goeldi. **Ciências Naturais**, v. 7, n. 3, p. 195-218, 2012.

CHAZDON, R. L. **Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation**. University of Chicago Press, Chicago, IL, 485 p., 2014.

CLARK, J. S.; BELL, D. M.; KWIT, M.; STINE, A.; VIERRA, B.; ZHU, K. Individual-scale inference to anticipate climate-change vulnerability of biodiversity. **Philosophical Transactions fo the Royal Society B**, v. 367, p. 236-246, 2012.

COLE, T. G.; EWEL, J. J. Allometric equations for four valuable tropical tree species. **Forest Ecology and Management**, v. 229, p. 351-360, 2006.

COOK, A.; MARRIOTT, C. A.; SEEL, W.; MULLINS, C. E. Effects of soil mechanical impedance on root and shoot growth of *Lolium perenne* L., *Agrostis capillaris* and *Trifolium repens* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 47, . 301, p. 1075-1084, 1996.

COOMES, D. A.; ALLEN, R. B. Effects of size, competition and altitude on tree growth. **Journal of Ecology**, v. 95, p. 1084-1097, 2007.

DREYER, E.; COLIN-BELGRAND, M.; BIRON, P. Photosynthesis and shoot water status of seedlings from different oak species submitted to waterlogging. *Annual of Forest Science*, v. 48, p. 205–214, 1991.

DUMBOIS, D. M. Effect of depth to water table on height growth of tree seedlings in a greenhouse. *Forest Science*, v. 10, n. 3, p. 106-126, 1964.

FELDPAUSCH, T. R.; BANIN, L.; PHILLIPS, O. L.; BAKER, T. R.; LEWIS, S. L.; QUESADA, C. A.; AFFUM-BAFFOE, K.; ARETS, E. J. M. M.; BERRY, N. J.; BIRD,



M.; BRONDIZIO, E. S.; CAMARGO, P.; CHAVE, J.; DHAGBLETEY, G.; DOMINGUES, T. F.; DRESCHER, M.; FEARNSIDE, P. M.; FRANÇA, M.B.; FYLLAS, N. M.; LOPEZ-GONZALES, G.; HLADIK, A.; HIGUCHI, N.; HUNTER, M. O.; LIDA, Y.; SALIM, K. A.; KASSIM, A. R.; KELLER, M.; KEMP, J.; KING, D. A.; LOVETT, J. C.; MARIMON, B. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; LENZA, E.; MARSHALL, A. R.; METCALFE, D. J.; MITCHARD, E. T. A.; MORAN, E. F.; NELSON, B. W.; NILUS, R.; NOGUEIRA, E. M.; PALACE, M.; PATINO, S.; PEH, K. S. H.; RAVENTOS, M. T.; REITSMA, J. M.; SAIZ, G.; SCHRODT, F.; SONKÉ, B.; TAEDOUMG, H. E.; TAN, S.; WHITE, L.; WOLL, H.; LLOYDE, J. Height-diameter allometry of tropical forest trees. **Biogeosciences**, v. 8, p. 1081-1106, 2011.

GELDER van, H. A.; POORTER, L.; STERCK, F. J. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. **New Phytologist**, v. 171, p. 367-378, 2006.

HAJEK, P.; SEIDEL, D.; LEUSCHNER, C. Mechanical abrasion, and not competition for light, is the dominante canopy interaction in a temperature mixed forest. **Forest Ecology and Management**, v. 348, p. 108-116, 2015.

HENRY, H. A. L.; AARSEN, L. W. The interpretation of stem diameter-height allometry in trees: biomechanical constraints, neighbor effects, or biased regressions? **Ecology Letters**, v. 2, p. 89-97, 1999.

HULSHOF, C. M.; SWENSON, N. G.; WEISER, M. D. Tree height-diameter allometry across the United States. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 6, p. 1193-1204, 2015.

HUNTER, M. O.; KELLER, M.; VICTORIA, D.; MORTON, D. C. Tree height and tropical forest biomass estimation. **Biogeosciences**, v. 10, p. 8385-8399, 2013.

HUSTON, M.; SMITH, T. Plant succession: history and competition. **American Naturalist**, v. 130, n. 2, p. 168-198, 1987.

JACOMINE, P. K. T. A nova classificação brasileira de solos. Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agronômica, v. 5 e 6, p. 161-179, 2009.

JIM, C. Y. Soil compactation as a constraint to tree growth in tropical e subtropical urban habitats. **Environmental Conservation**, v. 20, n. 1, 1993.

KAUANO, É. E.; CARDOSO, F. C. G.; TOREZAN, J. M. D.; MARQUES, M. C. M. Micro- and meso-scale factors affect the restoration of Atlantic Forest. **Natureza & Conservação**, v. 11, n. 2, p. 145-151, 2013.

KING, D. A. Allometry and life history of tropical trees. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 1, p. 25 – 44, 1996.

KNOPS, J. M. H.; TILMAN, D. Dynamics of soil nitrogen and carbon accumulation for 61 years after agricultural abandonment. **Ecology**, v. 81, p. 88-98.

KREUZWIESER, J; RENNENBERG, H. Impact of waterloggin on the N-metabolism of flood tolerant and non-tolerant tree species. *Plant, Cell and Environment*, v. 25, p. 1039-1049, 2002.

KUNSTLER, G.; FALSTER, D.; COOMES, D. A. *et al.* Plant functional traits have globally consistente effects on competition. **Nature**, 2015.

KOHYAMA, T. Significance of architecture and allometric saplings. **Functional Ecology**, v. 1, p. 399-404.

LIBONI, A. P.; RODRIGUES, D. R.; PERINA, B. B.; ROSA, V. P. P.; BOVOLENTA, Y. R.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A. Relações alométricas da comunidade

arbórea de diferentes áreas de uma floresta ombrófila mista do sul do Brasil. **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde**, v. 31, n. 2, p. 125-136, 2010.

LIDA, Y.; KOHYAMA, T. S.; KUBO, T.; KASSIM, A. R.; POORTER, L.; STERCK, F.; POTTS, M. Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. **Functional Ecology**, v. 25, p. 1260-1268, 2011.

LINES, E.R.; ZAVALA, M. A.; PURVES, D. W.; COOMES, D. A. Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 1017-1028, 2012.

LÔBO, T. S. **Correção Tipo-Bartlett à estatística gradiente nos modelos não lineares da família exponencial**. 70 p. Dissertação (Mestrado em Estatística) - Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2016.

LUKAC, M.; PENSA, M.; SCHILLER, G. Tree species' tolerance to water stress, salinity and fire. In: BREDEMEIER, M.; COHEN, S.; GODBOLD, D. L. *et al.* (eds) **Forest management and the water cycle, ecological studies 212**. Springer, The Netherlands, p 247–261, 2011.

MACDICKEN, K. G.; WOLF, G. V.; BRISCOE, C. B. Standard Research Methods for Multipurpose Trees and Shrubs. 1991.

MARCILIO-SILVA, V.; PILLAR, V. D.; MARQUES, M. C. M. **Functional turnover and community assemblage during tropical forest succession**. Community Ecology, v. 17, n. 1, p. 88-97, 2016.

MCMAGON, T. Size and shape in biology. **Science**, v. 179, p. 1201-1204, 1973.

MOORE, B. Influence of certain soil factors on the growth of tree seedlings and wheat. **Ecology**, v. 3, n. 1, p. 65-83, 1922.

NASCIMENTO, P. C.; BAYER, C.; NETTO, L. F. S.; VIAN, A. C.; VIEIRO, F.; MACEDO, V. R. M.; MARCOLIN, É. Sistemas de manejo e a matéria orgânica de solo de várzea com cultivo de arroz. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 33, p. 1821-1827, 2009.

NIKLAS, K. J. **Plant allometry: the scaling of form and process**. The University of Chicago Press. Chicago, 1994.

NIKLAS, K. J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? **Biological Reviews**, v. 79, p. 871-889, 2004.

O'BRIEN, S. T.; HUBBELL, S. P.; SPIRO, P.; CONDIT, R.; FOSTER, R. B. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. **Ecology**, v. 76, p. 1926-1939, 1995.

ODUM, E. P. The Strategy of Ecosystem Development. An understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. **Science**, v. 164, p. 262-270, 1969.

OTÁROLA, M. F.; SAZIMA, M.; SOLFERINI, V. N. Stem and crown allometry in four congeneric species of dioecious tropical trees. **Trees**, 2016.

PARENT, C.; CAPELLI, N.; BERGER, A.; CRÈVECOEUR, M.; DAT, J. F. An overview of plant responses to soil waterlogging. **Plant Stress**, v.2, n. 1, p. 20-27, 2008.

PEZESHKI, S. R.; DELAUNE, R. D. Responses of seedlings of selected woody species to soil oxidation–reduction conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 4, p. 123 –133, 1988.

POORTER, L.; ARETS, E. J. M. M. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. **Plant Ecology**, v. 166, p. 295– 306, 2003.

POORTER, L.; BONGERS, F.; STERCK, F. J.; WÖLL, H. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. **Ecology**, v. 83, n. 3, p. 602-608, 2003.

POORTER, H.; NIKLAS, K. J.; REICH, P. B.; OLEKSYN, J.; POOT, P.; MOMMER, L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, p. 30-50, 2012.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. 2015.

RICE, E.; PANCHOLY, S. K. Inhibition of nitrification by climax ecosystems. **American Journal of Botany**, v. 59, n. 10, p. 1033-1040, 1972.

RUTISHAUSER, E.; NOOR'AN, F.; LAUMONIER, Y.; HALPERIN, J.; RUFILIE; HERGOUALC'H, K.; VERCHOT, L. Generic allometric models including height best estimate forest biomass and carbon stocks in Indonesia. **Forest Ecology and Management**, v. 307, p. 219-225, 2013.

SAATCHI, S. S.; HARRIS, N. L.; BROWN, S.; LEFSKY, M.; MITCHARD, E. T. A.; SALAS, W.; ZUTTA, B. R.; BUERMANN, W.; LEWIS, S. L.; HAGEN, S.; PETROVA, S.; WHITE, L.; SILMAN, M.; MORE, A. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. **PNAS**, v. 108, n. 24, p. 9899-9904, 2011.

SANTOS, E. **Carbono, nitrogênio e relação C/N em Gleissolo e Cambissolo sob diferentes tipologias vegetais na área de ocorrência da Floresta**

**Ombrófila Densa, Antonina – PR.** 104 p. Dissertação (Mestrado em Ciência do Solo) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2007.

SCHARNWEBER, T.; MANTHEY, M.; WILMKING, M. Differential radial growth patterns between beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on periodically waterlogged soils. **Tree Physiology**, v. 33, 2013.

SEGURA, M.; KANNINEN, M. Allometric models for tree volume and total aboveground biomass in a tropical humid forest in Costa Rica. **Biotropica**, v. 37, p. 2-8, 2005.

SHIERLAW, J.; ALSTON, A. M. Effect of soil compactation on root growth and uptake of phosphorus. **Plant and Soil**, v. 77, p. 15-28, 1984.

SIMBERLOFF, D. The guild concept and the structure of ecological communities. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 22, p. 115-143, 1991.

SPVS – Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem. Revisão dos Planos de Manejo das Reservas Naturais Morro da Mina, Rio Cachoeira e Serra Itaquí – Paraná. 2012.

STERCK, F. J.; BONGERS, F. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. **American Journal of Botany**, v. 85, p. 266-272, 1998.

THOMAS, S. C.; WEINER, J. Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. **Oecologia**, v. 80, p. 349-355, 1989.

VARTAPETIAN, B. B.; JACKSON, M. B. Plant adaptations to anaerobic stress. **Annals of Botany**, v. 79, p.3–20, 1997.

WARTON, D. I.; WRIGHT, I. J.; FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Bivariate line-fitting methods for allometry. **Biological Reviews**, v. 81, p. 259-291, 2006.

WARTON, D. I.; DUURSMA, R. A.; FALSTER, D. S.; TASKINEN, S. SMATR 3 – an R package for estimation and inference about allometric lines. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 257-259, 2012.

WARTON, D. I.; DUURSMA, R.; FALSTER, D.; TASKINEN, S. (Standardised) Major Axis Estimation and Testing Routines. **Package “smatr”**. Version 3.4-3. 2015.

WEINER, J.; THOMAS, S. C. Competition and allometry in three species of annual plants. **Ecology**, v. 73, n. 2, p. 648-656, 1992.

WELLER, D. E. A reevaluation of the  $-3/2$  power rule of plant self-thinning. **Ecological Monographs**, v. 57, p. 23-43, 1987.

YAVITT, J. B.; WRIGHT, S. J. Seedling growth responses to water and nutrient augmentation in the understorey of a lowland moist forest, Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, p. 19-26, 2008.

ZHANG, H.; JOHN, R.; PENG, Z.; YUAN, J.; CHU, C.; DU, G.; ZHOU, S. The relationship between species richness and evenness in plant communities along a successional gradient: a study from sub-alpine meadows of the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau, China. **PLOS One**, v. 7, 2012.